

Efecto de la temperatura sobre los estadios de vida iniciales de larvas de *Trachycephalus typhonius* y *Scinax nasicus* (Anura: Hylidae)

VALERIA I. GÓMEZ

Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura (FACENA-UNNE). Corrientes, Argentina.

RESUMEN. En las especies ectotérmicas, la temperatura es uno de los factores ambientales que más determinan el crecimiento, el desarrollo y la supervivencia. En especies con ciclos de vida complejos (e.g., anfibios), la supervivencia diferencial en distintas etapas de la vida puede conducir a patrones de variabilidad compleja, lo que afecta el tamaño y la estructura de las poblaciones. El objetivo de este estudio fue evaluar experimentalmente el efecto de la temperatura sobre la supervivencia, la tasa de crecimiento y el desarrollo en dos especies de larvas de anuros: *Trachycephalus typhonius* y *Scinax nasicus*. Durante 15 días se criaron 20 larvas de cada especie en cada uno de los cinco tratamientos: 26, 28, 30, 32 y 34 °C. Los resultados muestran que las larvas de *S. nasicus* son más susceptibles al efecto de la temperatura, y muestran menos supervivencia que las larvas de *T. typhonius*. A su vez, la supervivencia disminuye de manera marcada con el aumento de la temperatura; los individuos expuestos a 34 °C presentaron la menor supervivencia. La temperatura no indujo cambios significativos en las tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de *T. typhonius*, aunque se observa una tendencia a incrementar estos parámetros en las temperaturas intermedias, con valores más bajos en los extremos. En contraste, *S. nasicus* ven incrementadas significativamente sus tasas de crecimiento y desarrollo cuando se las cría a temperaturas elevadas. Los resultados demuestran que un incremento en la temperatura del ambiente, aún durante lapsos cortos, puede aumentar la tasa de crecimiento de las larvas de anfibios, acelerar su desarrollo y reducir su supervivencia, con un notable efecto especie-específico.

[Palabras clave: estrés ambiental, supervivencia, crecimiento, desarrollo, renacuajos]

ABSTRACT. Temperature effect on the initial life stages of *Trachycephalus typhonius* and *Scinax nasicus* (Anura: Hylidae). In ectothermic species, temperature is one of the most important environmental factors affecting growth, development and survival. In species with complex life cycles, such as amphibians, differential survival can lead to patterns of complex variability affecting size and structure of the population. The aim of this study was to evaluate in experimental conditions, the effect of temperature on survival, growth and development rate in tadpoles of two species of anuran *Trachycephalus typhonius* and *Scinax nasicus*. Twenty larvae of each species were reared in each of five treatments: 26, 28, 30, 32 y 34 °C. The results show that the larvae of *S. nasicus* are more sensitive to the effect of temperature, showing a lower survival compared to the larvae of *T. typhonius*. In turn, survival decreases significantly with increasing temperature, individuals exposed to 34 °C had the lowest survival rate. Temperature did not significantly affect the growth and development rates of *T. typhonius* tadpole, although there is a tendency to increase these parameters in the intermediate temperatures, finding the lowest values in the extremes. In contrast, *S. nasicus* significantly increased growth and development rates when raised at high temperatures. The results showed that high temperatures can affect the growth, development and survival of anuran larvae. However, the results also showed that these responses vary between species, and some species could be more affected by temperature.

[Keywords: environmental stress, survival, growth, development, tadpoles]

INTRODUCCIÓN

Estimar la supervivencia y sus variaciones ha sido una parte central de la investigación ecológica. Se considera que la supervivencia y la reproducción diferencial son la base de todos los procesos ecológicos y evolutivos (Govindarajulu and Anholt 2006). Estudiar los factores que afectan la supervivencia resulta cada vez más importante debido a la disminución dramática de las poblaciones producto de cambios ambientales bióticos (e.g., especies introducidas, enfermedades emergentes) y abióticos (e.g., cambio climático, calentamiento global) (Foster et al. 2004; Kiesecker et al. 2004; Beukema and Dekker 2005). Del conjunto de factores abióticos, la temperatura puede ser un factor de estrés letal capaz de interactuar con otros factores de estrés ambiental (Fernández-Beaskoetxea et al. 2015). Diversos estudios realizados en aves y en mamíferos evaluaron la variación espacial y temporal en la supervivencia y los factores que influyen en esta variación (Saether et al. 2000; Coulson et al. 2001; Lima et al. 2003). Factores bióticos como la densidad y la depredación, y factores abióticos como la temperatura podrían tener efectos variables sobre las tasas de supervivencia según la etapa del ciclo de vida estudiada. Diversos autores demostraron que las variables climáticas tienen diferentes efectos sobre la supervivencia de juveniles y adultos (Coulson et al. 2001; Altwegg et al. 2003; McCormick and Hoey 2004). En el caso de las especies ectotérmicas, la temperatura es uno de los factores ambientales más determinantes sobre el crecimiento y el desarrollo debido a su influencia sobre las tasas enzimáticas y bioquímicas que impulsan estos procesos (Hochachka and Somero 2002; Ren et al. 2021).

En especies con ciclos de vida complejos, como los anfibios, donde las etapas de vida larvaria y adulta ocupan hábitats diferentes, la supervivencia diferencial en distintas etapas de la vida puede conducir a patrones complejos y variables teniendo incidencia en el tamaño y estructura de las poblaciones (Pechmann et al. 1991; Meyer et al. 1998; Hellriegel 2000; Marsh 2001; Goldstein et al. 2017; Lambert et al. 2018). Existe evidencias crecientes sobre cómo los cambios en la temperatura del agua, causados por la variación climática, son una causa potencial de preocupación para las poblaciones y las especies de larvas de anfibios (McMenamin et al. 2008; Rohr and Raffe 2010), en especial por su completa dependencia del sistema acuático para

sobrevivir, crecer y desarrollarse (Jara et al. 2019). En consecuencia, resulta clave explorar las consecuencias del efecto de la temperatura sobre la condición corporal y la supervivencia de las larvas anfibios.

El objetivo de este estudio fue evaluar, de manera experimental, el efecto de la temperatura sobre la supervivencia, la tasa de crecimiento y el desarrollo en los estadios de vida iniciales de larvas de anfibios. Se espera que las temperaturas elevadas induzcan un incremento en la tasa de crecimiento y desarrollo de las larvas, y que, a su vez, ejerzan un efecto negativo sobre la supervivencia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especies de estudio

Se estudiaron dos especies de larvas de anfibios, *Trachycephalus typhonius* y *Scinax nasicus*. Ambas poseen una distribución amplia, abarcado las ecorregiones del bosque atlántico, el cerrado, el chaco húmedo, el chaco seco y el pantanal. En el caso de *T. typhonius*, la distribución se extiende hasta Surinam y Guyana (Frost 2021). Las dos especies se reproducen de septiembre a abril en cuerpos de agua temporales, y también se las pueden encontrar en ambientes semipermanentes. *Scinax nasicus* deposita los huevos en masas gelatinosas dispersas adheridas a las plantas acuáticas (Kehr and Duré 1995), mientras que *T. typhonius* deposita los huevos en masas que se van espaciando como una capa sobre la superficie del agua (Zweifel 1964).

Las larvas usadas en este trabajo fueron obtenidas de posturas recientes (dos posturas de *T. typhonius* y tres posturas de *S. nasicus*) colectadas de un cuerpo de agua temporal (6x6 m de lado y 0.50 m de profundidad máxima) ubicado dentro de las 8 ha del Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET), a 10 km de la ciudad de Corrientes (27°29'32.86" S - 58°45'35.03" O). Los huevos se mantuvieron en condiciones de laboratorio; dos días después de la eclosión, las larvas fueron asignadas aleatoriamente a los diferentes tratamientos.

Diseño experimental

La experiencia se desarrolló en condiciones de laboratorio. El fotoperíodo fue de 13 h de luz y 11 h de oscuridad. Las larvas fueron criadas en acuarios de 60x40 cm. Cada acuario consistió en un tratamiento. Para mantener

la independencia de los datos, dentro de cada acuario, las larvas se mantuvieron de manera individual en recipientes cribados de 10x8.5 cm (40 mL) (Figura 1). Para mantener homogeneidad, los recipientes fueron rotados diariamente dentro de cada acuario. Los tratamientos consistieron de 5 condiciones de temperatura: 26, 28, 30, 32 y 34 °C. Los rangos de temperatura se seleccionaron teniendo en cuenta la temperatura promedio máxima (42.8 °C) y media (25.8 °C) registradas para la zona durante los meses más calurosos. Si bien no hay información sobre la temperatura que alcanzan las charcas en la zona de estudio, registros personales muestran que en una charca temporal, la temperatura puede superar los 30 °C durante las estaciones más cálidas. Para mantener constante la temperatura de cada tratamiento se usaron calentadores eléctricos automáticos Atman de 300 W. Se criaron 20 larvas de cada especie por tratamiento. Las larvas fueron alimentadas *ad libitum* con alimento para peces (marca comercial Shulet S.A.) cada dos días. El agua fue renovada parcialmente una vez por semana.

La experiencia inició con las larvas en estadio de desarrollo 26 (Gosner 1960), a los 15 días se registró el peso y estadio de desarrollo. La tasa de supervivencia se estimó como el porcentaje de individuos que sobreviven diariamente. Las tasas de crecimiento (Kehr 1987) y desarrollo (Acosta 2010) fueron estimadas según las siguientes ecuaciones:

$$\text{Tasa de crecimiento} = (\ln \text{ peso final} - \ln \text{ peso inicial}) / \ln \text{ días} \quad \text{Ecuación 1}$$

$$\text{Tasa de desarrollo} = (\ln \text{ estadio final} - \ln \text{ estadio inicial}) / \ln \text{ días} \quad \text{Ecuación 2}$$

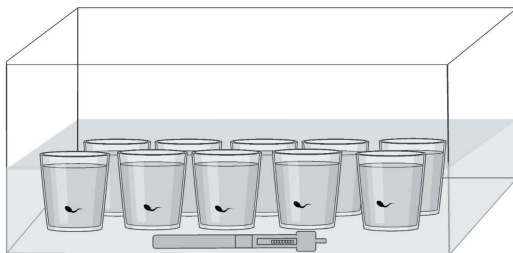


Figura 1. Esquema del diseño experimental. Cada acuario corresponde a un tratamiento. Las larvas se criaron de manera individual en recipientes cribados. Esto se repitió para cada tratamiento y especie. La temperatura se mantuvo constante mediante calentadores automáticos.

Figure 1. Diagram of the experimental design. Each aquarium was a treatment. Tadpoles were reared individually in perforated containers. This was replicated for each treatment and species. Temperature was kept constant by automatic heaters.

Análisis estadístico

En primer lugar, se probó la normalidad de cada variable (prueba de Shapiro-Wilk). Para comparar el efecto de la temperatura sobre la supervivencia se realizó un análisis de varianza (ANOVA) incluyendo las diferentes temperaturas y especies como factores, y la supervivencia como variable dependiente. Los datos expresados en porcentajes fueron transformados al arcoseno. Para evaluar el efecto de la temperatura sobre las tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas, los datos se analizaron de manera independiente para cada especie. Se realizaron análisis de multivarianza (MANOVA) incluyendo las temperaturas como factor y las tasas de crecimiento y desarrollo como variable dependiente. Los análisis se realizaron con el software Past 3.11 (Hammer et al. 2001).

RESULTADOS

Los resultados muestran que las especies responden de manera diferente al efecto de la temperatura. Las larvas de *S. nasicus* son más susceptibles al efecto de la temperatura, mostrando una supervivencia menor en comparación con las larvas de *T. typhonius* (ANOVA, $F=8.055$, $g.l.=1$, $P=0.005$). A su vez, la supervivencia disminuye marcadamente con el aumento de la temperatura, observándose que los individuos expuestos a 34 °C presentan la menor supervivencia (ANOVA, $F=3.508$, $g.l.=4$, $P=0.010$) (Figura 2).

La temperatura no indujo cambios significativos en las tasas de crecimiento

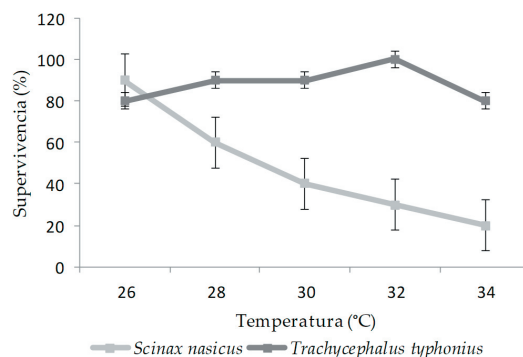


Figura 2. Efecto de la temperatura sobre la tasa de supervivencia, registrada en condiciones experimentales, en dos especies de larvas de anuros: *T. typhonius* y *S. nasicus*. Los datos fueron registrados a los 15 días de iniciada la experiencia.

Figure 2. Effect of temperature on survival rate, under experimental conditions, in two species of anuran larvae: *T. typhonius* and *S. nasicus*. Data were recorded at 15 days after the onset of the experiment.

y desarrollo de las larvas de *T. typhonius* (MANOVA, Wilks' lambda=0.792, F=2.418, P=0.065). Si bien se observa una tendencia a incrementar la tasa de crecimiento (Figura 3) y desarrollo (Figura 4) en las temperaturas intermedias, encontrando los valores más bajos en los extremos del rango de temperaturas evaluado, esta tendencia no fue estadísticamente significativa. En contraste, en el caso de las larvas de *S. nasicus*, los resultados muestran un efecto significativo de la temperatura sobre las tasas de crecimiento y desarrollo (MANOVA, Wilks' lambda=0.327, F=4.802, P=0.04). Las larvas incrementan la tasa de crecimiento (Figura 3) y desarrollo (Figura 4) cuando son criadas a altas temperatura. El incremento más acentuado se observa en los individuos criados a 32 °C y 34 °C.

DISCUSIÓN

La temperatura tiene el potencial de afectar de manera significativa el rendimiento de los individuos ectotérmicos y de influir en muchos

de los procesos fisiológicos (De Sousa et al. 2015). Los resultados de este trabajo muestran que las temperaturas elevadas alteran estos procesos al disminuir la supervivencia de las larvas de *S. nasicus*. Este aumento de la mortalidad coincide con un gran incremento en la tasa de desarrollo, lo que podría indicar alteraciones en los procesos fisiológicos. En contraste, las larvas de *T. typhonius* no mostraron ser afectadas significativamente por la temperatura.

Según la curva teórica de rendimiento térmico (Huey and Stevenson 1979), los procesos fisiológicos y bioquímicos tienden a funcionar mejor cuando los organismos están expuestos a temperaturas moderadas o relativamente altas; sin embargo, se observa que esto no es aplicable a todas las especies. De acuerdo con Zweifel (1964), *T. typhonius* está bien adaptado a pasar su vida temprana en aguas cálidas y estáticas. El tipo de película superficial de la masa de huevo es una adaptación a la tensión de oxígeno

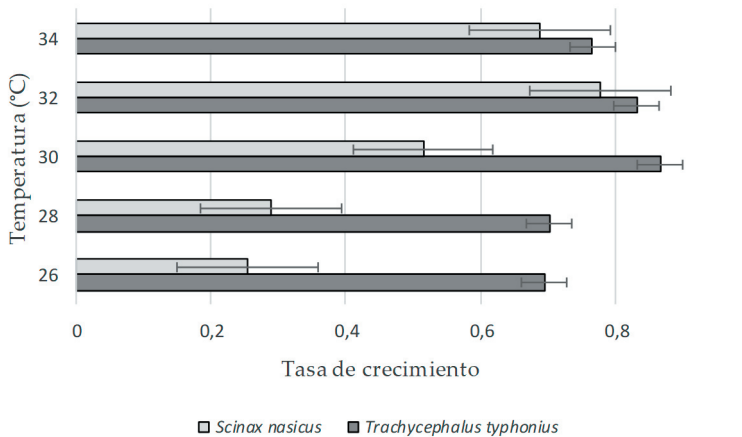


Figura 3. Efecto de la temperatura sobre la tasa de crecimiento, registrada en condiciones experimentales, en dos especies de larvas de anuros: *T. typhonius* y *S. nasicus*. Los datos fueron registrados a los 15 días de iniciada la experiencia.

Figure 3. Effect of temperature on growth rate, under experimental conditions, in two species of anuran larvae: *T. typhonius* and *S. nasicus*. Data were recorded at 15 days after the onset of the experiment.

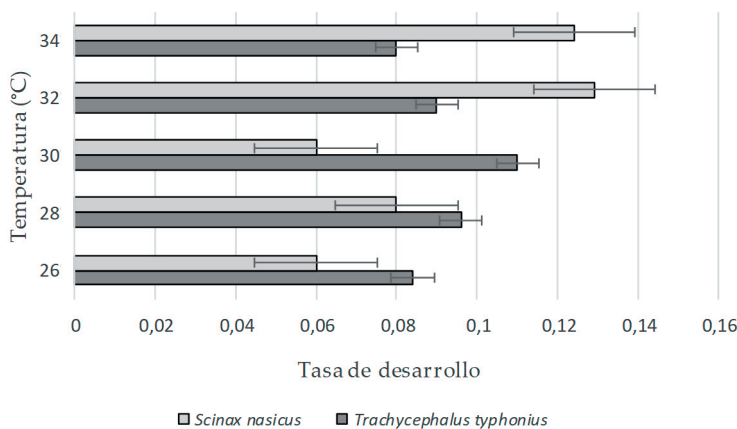


Figura 4. Efecto de la temperatura sobre la tasa de desarrollo en larvas de *T. typhonius* y *S. nasicus* criadas en condiciones de laboratorio. Los datos fueron registrados a los 15 días de iniciada la experiencia.

Figure 4. Effect of temperature on development rate, under experimental conditions, in two species of anuran larvae: *T. typhonius* and *S. nasicus*. Data were recorded at 15 days after the onset of the experiment.

relativamente baja presente en aguas cálidas y quietas (Moore 1940). Es probable que la presencia de pulmones conspicuos en el renacuajo joven de *Trachicephalus* (estadio 25) también sea una adaptación a la vida en aguas quietas, de acuerdo con las interpretaciones de Savage (1961). Por otro lado, las larvas de *T. typhoni* son neotónicas y pueden nadar por toda la columna de agua. Por lo tanto, deberían protegerse mejor de los cambios extremos en temperatura porque pueden elegir un microhábitat que esté más cerca de su temperatura óptima (de Sousa et. al. 2015). En cambio, las larvas de *S. nasicus* son renacuajos micrófagos 'típicos', con queratodontes y rostrodontes robustos apropiados para raspar superficies y picar partículas de alimentos (Vera Candioti et. al. 2004), lo que podría producir un condicionamiento en la elección del microhábitat.

La influencia de la temperatura en la historia de vida de los ectotermos fue estudiada previamente por varios investigadores

(Stearns 1992; Charnov 2004; Nie et al. 2007). Los resultados de este estudio aportan evidencia sobre el efecto de la temperatura en el crecimiento y el desarrollo de las larvas de anuros. Esto es consistente con los estudios realizados por Álvarez y Nicieza (2002), Liu et al. 2006 y por Gómez-Mestre y Buchholz (2006), lo que sugiere que la temperatura está muy relacionada con el crecimiento de los anfibios. Este estudio también demuestra que un incremento en la temperatura del ambiente, aun durante cortos períodos de tiempo, es suficiente para aumentar la actividad metabólica de los renacuajos y acelerar su desarrollo, pero también para reducir su supervivencia. Sin embargo, es evidente que estas respuestas no son consistentes en todas las especies, y se observa un marcado efecto especie-específico.

AGRADECIMIENTOS. Este trabajo ha contado con el financiamiento del Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica. FONCYT (PICT 2016-1991).

REFERENCIAS

- Acosta, N. R. 2010. Plasticidad fenotípica en la metamorfosis de larvas de *Rhinella arenarum* del Valle del Lerma, Salta. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires. Argentina. Pp. 144.
- Altwegg, R., A. Roulin, M. Kestenholtz, and L. Jenni. 2003. Variation and covariation in survival, dispersal, and population size in barn owls *Tyto alba*. *Journal of Animal Ecology* 72:391-399. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00706.x>.
- Álvarez, D., and A. G. Nicieza. 2002. Effects of temperature and food quality on anuran larval growth and metamorphosis. *Functional Ecology* 16:640-648. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00658.x>.
- Beukema, J. J., and R. Dekker. 2005. Decline of recruitment success in cockles and other bivalves in the Wadden Sea: Possible role of climate change, predation on postlarvae and fisheries. *Marine Ecology Progress Series* 287:149-167. <https://doi.org/10.3354/meps287149>.
- Charnov, E. L. 2004. Size and temperature in the evolution of fish life histories. *Integrative and Comparative Biology* 44:494-497. <https://doi.org/10.1093/icb/44.6.494>.
- Coulson, T. E., A. Catchpole, S. D. Albon, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock, M. J. Crawley, and B. T. Grenfell. 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science* 292:1528-1531. <https://doi.org/10.1126/science.292.5521.1528>.
- De Sousa, V. T. T., F. Nomura, D. C. Rossa-Feres, G. V. Andrade, T. L. Pezzuti, R. Wassersur, and M. D. Venesky. 2015. Differential effects of temperature on the feeding kinematics of the tadpoles of two sympatric anuran species. *Journal of Experimental Zoology* 9999A:1-10. <https://doi.org/10.1111/jzo.12208>.
- Fernandez-Beaskoetxea, S., L. M. Carrascal, A. Fernández-Lora, M. C. Fisher, and J. Bosch. 2015. Short term minimum water temperatures determine levels of infection by the amphibians chytrid fungus in *Alytes obstetricans* tadpoles. *PloS ONE* 10:e0120237. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120237>.
- Foster, J. T., E. J. Tweed, R. J. Camp, B. L. Woodworth, C. D. Adler, and T. Telfer. 2004. Long-term population changes of native and introduced birds in the Alaka'i Swamp, Kaua'i. *Conservation Biology* 18:716-725. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00030.x>.
- Frost, D. R. 2021. Amphibian Species of the World: An Online Reference. Version 6.1. URL: research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html.
- Goldstein, J. A., K. von Seckendorff Hoff, and S. D. Hillyard. 2017. The effect of temperature on development and behaviour of relict leopard frog tadpoles. *Conservation Physiology* 5: cow075. <https://doi.org/10.1093/conphys/cow075>.
- Gomez-Mestre, I., and D. R. Buchholz. 2006. Developmental plasticity mirrors differences among taxa in spadefoot toads linking plasticity and diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:19021-19026. <https://doi.org/10.1073/pnas.0603562103>.
- Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16:183-190.
- Govindarajulu, P. P., and B. R. Anholt. 2006. Interaction between biotic and abiotic factors determines tadpoles survival rate under natural conditions. *Écoscience* 13:413-421. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-13-3-413.1>.

- Hammer, O., D. T. A. Harper, and P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistical software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1):9.
- Hellriegel, B. 2000. Single- or multistage regulation in complex life cycles: Does it make a difference? *Oikos* 88:239-249. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880202.x>.
- Hochachka, P. W., and G. N. Somero. 2002. *Biochemical Adaptation. Mechanism and process in physiological evolution*. First edition. Oxford University Press. New York, USA.
- Huey, R. B., and R. D. Stevenson. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoology* 19:357-366. <https://doi.org/10.1093/icb/19.1.357>.
- Jara, F. G., L. L. Thurman, P. O. Montiglio, A. Sih, and T. S. García. 2019. Warming-induced shifts in amphibian phenology and behavior lead to altered predator-prey dynamics. *Oecologia* 189:803-813. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04360-w>.
- Kehr, A. I. 1987. Crecimiento individual en larvas de *Hyla pulchella pulchella* y *Bufo fernandezae* en condiciones controladas de coexistencia y densidad (Amphibia: Anura). *Cuadernos de Herpetología* 3:1-6.
- Kehr, A. I., and M. I. Duré. 1995. Descripción de la larva de *Scinax nasica* (Cope, 1862) (Anura, Hylidae). *Facena* 11: 99-103.
- Kiesecker, J. M., L. K. Belden, K. Shea, and M. J. Rubbo. 2004. Amphibian decline and emerging disease: what can sick frogs teach us about new and resurgent diseases in human populations and other species of wildlife? *American Scientist* 92:138-147. <https://doi.org/10.1511/2004.2.138>.
- Lambert, M. R., M. S. Smylie, A. J. Roman, L. K. Freidenburg, and D. K. Skelly. 2018. Sexual and somatic development of wood frog tadpoles along a thermal gradient. *Journal of Experimental Zoology Part A Ecological and Integrative Physiology* 2018:1-8. <https://doi.org/10.1002/jez.2172>.
- Lima, M., N. C. Stenseth, H. Leirs, and F. M. Jaksic. 2003. Population dynamics of small mammals in semi-arid regions: A comparative study of demographic variability in two rodent species. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B-Biological Sciences* 270:1997-2007. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2448>.
- Liu, L., C. Li, B. N. Li, H. F. Xu, and Y. Z. Wang. 2006. Effects of water temperature on tadpole phenotypic plasticity in *Bufo gargarizans* (Anura: Bufonidae). *Sichuan Journal of Zoology* 25:214-217.
- Marsh, D. M. 2001. Fluctuations in amphibian populations: A meta-analysis. *Biological Conservation* 101:327-335. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00076-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00076-3).
- McCormick, M. I., and A. S. Hoey. 2004. Larval growth history determines juvenile growth and survival in a tropical marine fish. *Oikos* 106:225-242. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13131.x>.
- McMenamin, S. K., E. A. Hadly, and C. K. Wright. 2008. Climatic change and wetland desiccation cause amphibian decline in Yellowstone National Park. *Proceeding of the Natural Academy of Science* 105:16988-16993. <https://doi.org/10.1073/pnas.0809090105>.
- Meyer, A. H., B. R. Schmidt, and K. Grossenbacher. 1998. Analysis of three amphibian populations with quarter-century long time-series. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B-Biological Sciences* 265:523-528. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0326>.
- Moore, J. A. 1940. Adaptive differences in the egg membranes of frogs. *American Naturalist* 74:89-93. <https://doi.org/10.1086/280874>.
- Nie, H. Y., J. K. Liu, J. P. Su, Y. M. Zhang, and H. H. Zhang. 2007. Progress in the study of animal life history evolution. *Acta Ecologica Sinica* 27:4267-4277.
- Pechmann, J. H. K., D. E. Scott, R. D. Semlitsch, J. P. Caldwell, L. J. Vitt, and J. W. Gibbons. 1991. Declining amphibian populations: The problem of separating human impacts from natural fluctuations. *Science* 253:892-895. <https://doi.org/10.1126/science.253.5022.892>.
- Ren, C., Y. Teng, Y. Shen, Q. Yao, and H. Wang. 2021. Altered temperature affect body condition and endochondral ossification in *Bufo gargarizans* tadpoles. *Journal of Thermal Biology* 99:103020. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2021.103020>.
- Rohr, J. R., and T. R. Raffel. 2010. Linking global climate and temperature variability to widespread amphibian declines putatively caused by disease. *Proceeding of the Natural Academy of Science* 107:8269-8274. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912883107>.
- Saether, B. E., J. Tufto, S. Engen, K. Jerstad, O. W. Rostad, and J. E. Skatan. 2000. Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. *Science* 287:854-856. <https://doi.org/10.1126/science.287.5454.854>.
- Savage, R. M. 1961. *The ecology and life history of the common frog (Rana temporaria temporaria)*. First edition. Pitman and Sons, Ltd. London, UK. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.6538>.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. First edition. Oxford University Press, New York, USA.
- Zweifel, R. G. 1964. Life history of *Phrynohyas venulose* (Salienta: Hylidae) in Panamá. *Copeia* 1:201-208. <https://doi.org/10.2307/1440851>.